

Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 15

Avaliação das modificações
morfológicas radiculares durante
os ciclos de seleção do milho
Saracura tolerante a hipoxia

Paulo César Magalhães
Thiago C. de Souza
Fabrício J. Pereira
Evaristo M. de Castro
Sidney N. Parentoni

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Milho e Sorgo

Rod. MG 424 Km 45 CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG

Caixa Postal 151

Fone: (31) 3027 1100

Fax: (31) 3027 1188

Home page: www.cnpms.embrapa.br

E-mail: sac@cnpms.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Antônio Álvaro Corsetti Purcino

Secretário-Executivo: Flávia Cristina dos Santos

Membros: Elena Charlotte Landau, Flávio Dessaune Tardin, Eliane Aparecida Gomes,
Paulo Afonso Viana e Clenio Araujo

Revisor de texto: Clenio Araujo

Normalização bibliográfica: Rosângela Lacerda de Castro

Editoração eletrônica: Communique Comunicação

1ª edição

1ª impressão (2009): 200 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Embrapa Milho e Sorgo

Avaliação das modificações morfológicas radiculares durante os ciclos de seleção do milho

Saracura tolerante a hipoxia / Paulo César Magalhães ... [et al.]. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2009.

23 p. : il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1217-1981; 15).

1. Milho. 2. Zea mays. 3. Raiz. 4. Água no solo. I. Magalhães, Paulo César. II. Série.

CDD 633.15 (21. ed.)

Sumário

Resumo.....	5
Introdução	6
Material e métodos	8
Resultados e discussão	11
Conclusões	19
Referências bibliográficas.....	20

Avaliação das modificações morfológicas radiculares durante os ciclos de seleção do milho Saracura tolerante a hipoxia

Paulo César Magalhães¹

Thiago C. de Souza²

Fabricio J. Pereira²

Evaristo M. de Castro³

Sidney N. Parentoni¹

Resumo

O milho é uma cultura sensível ao encharcamento do solo e seu cultivo nessas áreas pode levar a perdas consideráveis. A sensibilidade do milho em condições de hipoxia levou a Embrapa Milho Sorgo a desenvolver, através da seleção recorrente fenotípica estratificada, uma variedade de milho tolerante ao encharcamento intermitente do solo: o Saracura BRS 4154. Atualmente, essa variedade se encontra no 18º ciclo anual de seleção. O objetivo deste trabalho foi verificar o ganho em relação às características morfológicas radiculares nos sucessivos ciclos de seleção do milho Saracura, através do analisador de imagens WinRHIZO. O ensaio foi conduzido em casa de vegetação na Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, iniciando o encharcamento do solo logo após a emergência. Foram utilizados uma testemunha (BR 107) e dez ciclos de seleção (C1 a

¹ Pesquisadores Embrapa Milho e Sorgo. Caixa postal 151, 35701.970 - Sete Lagoas, MG, pcesar@cnpms.embrapa.br

²Doutorandos em Fisiologia Vegetal, UFLA, Lavras, MG - Departamento de Biologia

³Professor Anatomia Vegetal, UFLA, Lavras, MG - Departamento de Biologia

C18, alternados). O ensaio foi colhido aos 18 dias após a emergência. As características morfológicas radiculares avaliadas foram: matéria seca da parte aérea, da raiz, total e relação raiz/parte aérea; comprimento total de raiz; área de superfície de raiz total; diâmetro médio de raiz; volume de raiz total; comprimento específico, densidade de tecido de raiz e comprimento por classes de diâmetro (muito fina, fina e grossa). Não houve diferenças significativas nos parâmetros de massa seca, comprimento de raízes muito fina e grossa, diâmetro médio e área superficial de raízes grossas. No entanto, os últimos ciclos de seleção apresentam raízes mais finas, maior volume, área superficial e comprimento radicular com baixo custo metabólico, o qual favorece a sobrevivência das plantas em ambientes encharcados.

Introdução

Em condições normais, o sistema radicular está em contato com o oxigênio com uma pressão parcial equivalente à atmosfera gasosa. A redução desse gás no solo resulta em hipoxia (baixa concentração de oxigênio) ou anoxia (ausência de oxigênio) (SAIRAM et al., 2008). Esse fenômeno ocorre geralmente em áreas alagadas, como as planícies de inundação, mais comumente chamadas de várzeas, onde ocorrem inundações periódicas nas épocas de chuva devido ao nível freático pouco profundo (CURI et al., 1988). Geralmente, agricultores dessas regiões cultivam unicamente o arroz, cultura mais adaptada a essas condições, mas que também resulta em um custo elevado devido aos problemas gerados com a monocultura (SILVA et al., 2007a).

O crescimento é completamente inibido em condições de estresse por hipoxia. Em condições alagadas, as raízes crescem somente na região superficial e não conseguem explorar totalmente o volume do solo, como em condições aeradas. Sem oxigênio nas raízes, a respiração mitocondrial é bloqueada e a produção de energia fica restrita à fermentação com

menor rendimento de ATP (FUKAO; BAILEY-SERRES, 2004; SAIRAM et al., 2008). Além disso, a hipoxia diminui a condutividade hidráulica e afeta as aquaporinas, diminuindo a absorção de água e nutrientes da raiz (DELL'AMICO et al., 2001; TOURNAIRE-ROUX et al., 2003).

É relatado que raízes finas (até 2 mm) são responsáveis pela absorção de água e nutrientes e as raízes grossas responsáveis principalmente pela fixação da planta ao solo (FITTER, 2002; SILVA et al., 2007b). Enquanto a biomassa radicular determina o custo associado à construção e manutenção, o comprimento de raízes determina a capacidade de adquirir água e nutrientes (BOUMA et al., 2000). Muitos estudos têm revelado mudanças morfológicas e anatômicas em plantas frente ao excesso hídrico (VASELLATI et al., 2001; JACKSON, 2008; VODNIK et al., 2009).

Um dos métodos mais utilizados na caracterização da morfologia é o proposto por Newman (1966) e modificado por Tennant (1975). Seu amplo uso, particularmente, é devido ao pequeno tempo requerido para realizar as análises em comparação aos métodos manuais. Além disso, softwares baseados nesse mesmo método conseguem, através de análise de imagens digitais, realizar medidas até então não mensuradas, como número de raízes finas e diâmetro médio das raízes (BOUMA et al., 2000; COSTA et al., 2002). De acordo com Himmelbauer et al. (2004), o software WinRHIZO Basic (Regent) realiza medidas precoces de parâmetros morfológicos (comprimento, área e volume) bastante adequados para estudos de raízes lavadas.

Com a tentativa de se buscar um aumento na produção de alimentos, o milho torna-se um candidato oportuno para preencher as áreas ociosas logo após a colheita do arroz nas várzeas. Sabe-se que o milho é uma cultura sensível ao encharcamento e seu cultivo nessas áreas pode levar a perdas consideráveis. Entretanto, uma grande variabilidade genética tem sido encontrada na espécie *Zea mays* L., sendo de grande valia para os melhoristas (ZAIDI et al., 2003, 2004).

A sensibilidade do milho em condições de hipoxia levou a Embrapa Milho

Sorgo a desenvolver, através da seleção recorrente fenotípica estratificada, uma variedade de milho tolerante ao encharcamento do solo: o Saracura BRS 4154 (PARENTONI et al., 1997). Atualmente, essa variedade se encontra no 18º ciclo anual de seleção. Uma das características pouco estudadas no milho Saracura é sua morfologia radicular; isso se justifica pela dificuldade em se amostrar e avaliar as raízes do milho. Não havia, até pouco tempo, aparelhagem ou mesmo uma metodologia adequada e confiável que fosse capaz de caracterizar, analisar e quantificar as raízes de milho. Com o auxílio do sistema de análise de imagens digitais WinRHIZO, esse cenário tende a mudar, sobretudo para avaliação precoce do sistema radicular.

Com base nesse contexto, o objetivo deste trabalho foi verificar nas raízes o ganho em relação às características morfológicas nos sucessivos ciclos de seleção do milho Saracura, através do analisador de imagens WinRHIZO.

Material e métodos

O ensaio foi conduzido no mês de janeiro de 2009, no regime de casa de vegetação na Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG (altitude de 732 m, latitude Sul 19º28', longitude Oeste 44º15'). O encharcamento do solo foi iniciado logo após a emergência. O delineamento experimental utilizado foi o de blocos ao acaso, com quatro repetições, e o material genético utilizado foram os ciclos de seleção do milho Saracura BRS 4154 intercalados: C1, C3, C5, C7, C9, C11, C13, C15, C17 e C18 e uma variedade BR 107 como testemunha conhecida pela suscetibilidade ao encharcamento (MAGALHÃES et al., 2007). O material foi plantado em vasos de 8 kg preenchidos previamente com solo de várzea classificado como Neossolo Flúvico Tb, Eutrófico Típico, textura argilosa, fase relevo plano campos de várzea (EMBRAPA, 1999). A adubação foi feita de acordo com a recomendação da análise do solo.

O ensaio foi colhido aos 18 dias após a emergência. Para as análises do sistema radicular, foram coletadas três plantas inteiras (sistema radicular e parte aérea), retirando-se blocos de solo, com o auxílio de uma espátula de metal, separando, portanto, parte aérea e os blocos de solo com as raízes. A parte aérea das três plantas foi levada para estufa de circulação forçada a 72 °C até atingir peso constante, para determinação de massa seca (MSPA – g 3 plantas-1). Os blocos de solo contendo as raízes foram transportados imediatamente para o Laboratório de Fisiologia Vegetal da Embrapa Milho e Sorgo e colocadas em peneiras de 20 Mesh, onde foi submetida a lavagem em água corrente. Em seguida, as raízes das três plantas foram armazenadas em etanol 70 % para evitar desidratação até o dia da avaliação da morfologia. Após a avaliação, as raízes foram levadas para a estufa para determinação de massa seca da raiz (MSR – g 3 plantas-1); massa seca total (MST – g 3 plantas-1); relação raiz/parte aérea (MSR/MSPA), conforme citado para parte aérea.

As raízes foram dispostas em uma cuba de acrílico de 20 cm de largura por 30 cm de comprimento, contendo água destilada, e sua morfologia foi analisada utilizando o sistema WinRHIZO Pro 2007a (Régent Instr. Inc.), acoplado a um scanner profissional Epson XL 10000 (Figura 1) equipado com unidade de luz adicional (TPU). Foi utilizada uma definição de 400 dpis, como descrita por Bouma et al. (2000) e Costa et al. (2002).



Figura 1 - Scanner profissional Epson XL 10000, com a cuba de acrílico contendo as raízes de milho Saracura para análise da morfologia radicular

As características morfológicas radiculares avaliadas foram: comprimento total de raiz (CTR - cm); área de superfície de raiz total (ASR – cm²); diâmetro médio de raiz (DMR – mm); volume de raiz total (VRT – cm³); comprimento específico (CE – cm/g); e densidade de tecido de raiz (DTR – g cm⁻³). Também foram realizadas classificações de raízes por três classes de diâmetro, como proposto por BHOM (1979), que forneceram comprimento de raiz, área de superfície e volume de raízes: muito fina ($\varnothing < 0,5$ mm – CRMF, ASMF e VRMF respectivamente); fina ($0,5 \text{ mm} < \varnothing < 2$ mm – CRF, ASF e VRF); e grossa ($\varnothing > 2$ mm – CRG, ASG, VRG).

Os dados foram testados quanto à normalidade, pelo teste de Shapiro-Wilk, e quanto à homocedacidade, pelo teste de Lavene, e apresentaram distribuição normal e variâncias homogêneas. Para análise estatística dos resultados, utilizaram-se a análise de variância e o teste de comparação de médias Skott-Knott a 5 % de probabilidade no programa estatístico gratuito SISVAR, versão 4.3 (FERREIRA, 2000).

Resultados e discussão

Foi observado um aumento significativo nas características de comprimento total de raiz, área superficial e volume total nos últimos ciclos de seleção em relação aos demais tratamentos (Tabela 1). Essa significância foi especialmente observada nos C15, C17 e C18 para CTR, enquanto que para ASR (excetuando o C15) e VTR foi observado o acréscimo a partir do sétimo ciclo de seleção (C7). O CTR do primeiro ciclo correspondeu 68,8 % do comprimento encontrado no último ciclo. Em relação à testemunha, o comprimento foi menor, correspondendo a 60,1 % do ciclo 18. Não foram observadas diferenças estatisticamente significativas para a característica DMR (Tabela 1).

Tabela 1 – Médias dos ciclos de seleção do milho Saracura (C1 a C18) e testemunha (BR 107) submetidos ao encharcamento para as características de raiz: comprimento total (CTR); área superficial (ASR); diâmetro médio (DMR); e volume total (VRT)

Tratamentos	CTR cm	ASR cm ²	DMR mm	VRT cm ³
BR107	1740,50a *	315,20a	0,306a	4,508a
C1	1993,22a	356,85a	0,356a	4,846a
C3	1700,90a	359,00a	0,305a	5,500a
C5	1984,20a	410,02a	0,359a	5,074a
C7	2017,90a	500,20b	0,387a	7,830b
C9	2391,20b	516,09b	0,369a	7,375b
C11	2059,97a	508,10b	0,331a	7,000b
C13	2060,69a	442,37b	0,389a	6,530b
C15	2522,04b	363,90a	0,305a	6,730b
C17	2775,87b	481,05b	0,362a	7,630b
C18	2896,61b	527,80b	0,367a	7,810b
CV(%)	17,11	21,50	23,27	21,36

* Médias seguidas de mesma letra, na coluna, não diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5 % de probabilidade ($P > 0,05$)

Mudanças na morfologia radicular foram verificadas por Henshaw et al. (2007), estudando a morfologia da soja (*Glycine max* L. Merr) pelo uso de imagens digitais através de WinRHIZO. Esses autores verificaram uma diminuição no comprimento, na área superficial, no volume e no diâmetro de raízes primárias alagadas em relação ao controle (não alagado). Vários estudos mostram a inibição no comprimento de raízes em plantas alagadas (BOUMA et al., 2001; BELL; SULTAN, 1999). Albrechtová et al. (1997), testando um método não destrutivo com imagens 3D de raízes de milho cv. CE 250, estimaram uma diminuição no comprimento total radicular devido a condições de hipoxia por alagamento. Henshaw et al. (2007) também observaram um aumento nas características morfológicas de raízes adventícias de soja (comprimento, volume, área superficial) no decorrer das semanas de alagamento, sendo que a presença dessas raízes é uma importante característica para a adaptação a ambientes com hipoxia. Alguns autores mostraram que as presenças de raízes adventícias em milho e em outras plantas podem favorecer a aeração e a absorção de água e nutrientes em regiões em que as raízes têm sido severamente afetadas, favorecendo, assim, a exploração do solo e a tolerância ao encharcamento (COLMER, 2003; DREW et al., 1979; ZAIDI et al., 2004). Vodnik et al. (2009), em estudos com milho, relataram que um aumento no número de raízes adventícias propiciou um maior comprimento total de raízes. Portanto, é possível que o aumento no comprimento total das raízes do milho Saracura possa estar diretamente ligado às raízes adventícias. Um maior comprimento da raiz total dos últimos ciclos do milho Saracura pode favorecer a adaptação das plantas de milho pela maior exploração de nutrientes e oxigênio do solo. O mesmo foi encontrado no interior de florestas de mangue, em que plantas aumentam sua proliferação radicular como estratégia para captura de nutrientes e diminuição da perda de oxigênio (MCKEE, 2001).

A ASR e o VRT também foram maiores a partir do sétimo ciclo de seleção, correspondendo a um aumento de 40,3 % (C18) e 38 % (C18), respectivamente, em relação ao primeiro ciclo (Tabela 1). A testemunha foi

a que apresentou menores valores em relação à área superficial e ao volume. Contudo, nas duas características avaliadas, os ciclos 1, 2, 3 mais a testemunha estiveram agrupados como estatisticamente iguais. Estudos de tolerância ao encharcamento do solo em várzeas indianas relataram aumento no volume total de raízes nos genótipos tolerantes (CM-118 e CM-501) em relação aos sensíveis (CML-80 e CML-75). Nesses estudos, os autores relataram que o genótipo tolerante CM-118, em relação a condições de normoxia, teve um acréscimo de 40,4 % do volume radicular em condições de hipoxia (ZAIDI et al., 2003), mostrando que diferenças no volume podem ter contribuído para o grau de tolerância tanto no CM-118, como no presente estudo com o Saracura. Um aumento no volume de raízes para cereais, quando a concentração de nutrientes é a mesma em toda superfície radicular, pode levar a uma maior eficiência de absorção de nutrientes (COSTA et al., 2002). Já Imada et al. (2008) afirmaram que a área superficial de raiz é que está mais relacionada com a absorção de nutrientes. Uma maior área de superfície pode ajudar a planta a obter fontes de nutrientes que estão deficientes. Em solos encharcados, há uma diminuição da disponibilidade de nutrientes (AZEVEDO et al., 2000). Em contrapartida, os últimos ciclos de seleção do milho Saracura poderão apresentar maior eficiência na absorção devido ao aumento das características anteriormente citadas.

Apesar de serem encontrados trabalhos mostrando aumento do diâmetro de raízes de outras espécies alagadas (VISSER et al., 1996), com o milho não foram encontradas diferenças significativas no diâmetro médio entre os ciclos de seleção do Saracura submetidos ao encharcamento. Ryser (2006) aponta que raízes com maior diâmetro podem levar a uma diminuição do comprimento específico. Entretanto, alterações no comprimento específico de raízes no milho Saracura estudadas neste trabalho não foram em detrimento do diâmetro médio.

A análise de raízes de milho por classe de diâmetros também mostrou diferenças significativas entre os ciclos nas características CRF, ASMF, ASF (Tabela 2). Houve aumento dessas características, sobretudo nos dois

últimos ciclos de seleção para CRF e ASMF e a partir do C15 para ASF. O ciclo 18 apresentou CRF 38,5 % maior que a testemunha (Tabela 2). O ciclo 18 apresentou uma ASMF e ASF, respectivamente 23,3 % e 63,6 % maior do que o primeiro ciclo. Não houve diferenças entre comprimento de raízes muito fina (CRMF) e de raízes grossas (CRG).

Tabela 2 – Médias das características CRMF (comprimento de raízes muito finas), CRF (comprimento de raízes finas), CRG (comprimento de raízes grossas), ASMF (área superficial de raízes muito finas), ASF (área superficial de raízes finas), ASG (área superficial de raízes grossas), MSPA (massa seca da parte aérea), MSR (massa seca da raiz), MST (massa seca total), MSR/MSPA (relação massa raiz/parte aérea), CE (comprimento específico) e DTR (densidade de tecido de raiz) dos ciclos de seleção (C1 a C18) do milho Saracura e testemunha (BR107) submetidos ao encharcamento

Tratamentos	CRMF cm	CRF cm	CRG cm	ASMF cm ²	ASF cm ²	ASG cm ²
BR107	1389,56a*	496,30a	39,32a	0992,50a	206,20a	47,50a
C1	1418,72a	619,66a	52,21a	1239,00a	165,92a	63,70a
C3	1290,91a	538,74a	43,80a	1077,50a	176,93a	53,62a
C5	1491,22a	614,58a	50,72a	1229,00a	200,90a	62,35a
C7	1764,17a	739,06b	61,57a	1477,75b	240,55b	80,93a
C9	2076,84a	769,85b	57,21a	1539,75b	211,99a	68,45a
C11	1396,10a	641,83a	34,56a	1283,75a	251,83b	41,19a
C13	1737,32a	673,53b	46,60a	1247,25b	219,60a	57,62a
C15	1348,83a	566,07a	38,38a	1132,25a	242,76b	46,45a
C17	1661,32a	729,11b	57,83a	1448,25b	242,64b	70,59a
C18	2006,00a	807,75b	54,77a	1615,25b	260,87b	68,19a
CV(%)	26,77	20,04	32,07	20,04	18,18	34,84

Tratamentos	MSPA (G pl. ⁻³)	MSR (G pl. ⁻³)	MST (G pl. ⁻³)	MSR/MSPA	CE (cm/g)	DTR (g cm ⁻³)
BR107	6,38a	0,60a	6,98a	0,097a	2920,4a	0,132b
C1	6,02a	0,63a	6,64a	0,105a	3226,2a	0,130b
C3	5,82a	0,60a	6,42a	0,102a	3062,8a	0,122b
C5	5,60a	0,62a	6,23a	0,145a	3201,1a	0,120b
C7	5,27a	0,66a	5,93a	0,127a	3095,4a	0,097a
C9	5,20a	0,52a	5,72a	0,102a	4683,1b	0,075a
C11	6,21a	0,70a	6,88a	0,120a	3105,1a	0,095a
C13	5,82a	0,65a	6,47a	0,112a	3177,9a	0,102a
C15	5,52a	0,64a	6,15a	0,117a	4031,1b	0,092a
C17	6,39a	0,66a	7,05a	0,107a	4330,2b	0,092a
C18	5,90a	0,77a	6,67a	0,130a	5197,4b	0,075a
CV(%)	12,59	12,55	11,84	14,01a	23,11	22,31

* Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste Scott-Knott a 5 % de probabilidade ($P > 0,05$)

Como o método de seleção utilizado no milho Saracura foi o recorrente, em que uma mistura balanceada de sementes do ciclo atual com o ciclo anterior é plantada em uma área de tabuleiro e submetida a encharcamento para obtenção do novo ciclo, nem sempre ocorrem ganhos genéticos lineares. Devido a esse fator, em algumas características (CTR, ASR, VRT, CRF, ASMF e ASF) podem-se observar maiores médias em alguns ciclos iniciais do que nos ciclos mais avançados (Tabelas 1 e 2).

As raízes finas possuem um grande (quase que total) papel na absorção de água e nutrientes (EISSENSTAT et al., 2000). Plantas com grandes quantidades de raízes finas podem resultar em plantas mais vigorosas (SILVA et al., 2007a). Essas são, portanto, as possíveis razões para que os últimos ciclos de seleção apresentem maior quantidade de raízes finas e maior área de superfície, favorecendo a exploração e a obtenção de água e nutrientes. Ao contrário, os primeiros ciclos e a testemunha apresentaram um baixo desenvolvimento de raízes finas e, consequentemente, baixa área superficial radicular. O encharcamento pode levar à inibição e à morte de raízes, principalmente as finas. Estudos morfológicos de *Populus alba* mostraram que raízes finas (até 1 mm de diâmetro) foram inibidas devido à exposição a baixas concentrações de oxigênio, em decorrência da lenta difusão de gases na água comparada com o ar (IMADA et al., 2008).

Com relação ao acúmulo de matéria seca, não houve diferenças significativas entre os tratamentos para as características MSR, MSPA, MST, MSR/MSPA (Tabela 2). Trabalhos de melhoramento de milho para ambientes encharcados têm utilizado o acúmulo de matéria seca da raiz e da parte aérea como características determinantes (SILVA et al., 2006, 2007b). Decréscimo na acumulação de massa seca em condições de hipoxia tem sido noticiado em plantas jovens de milho (ZAIDI et al., 2003). Nessas condições, os genótipos sensíveis ao encharcamento tiveram menor massa seca radicular, resultando em um decréscimo na relação MSR/MSPA. Entretanto, genótipos tolerantes possuíram maior massa seca de raiz e total.

Para CE e DTR, foram observadas diferenças significativas (Tabela 2). Os ciclos 9, 15, 17 e 18 apresentaram comprimento específico (CE) semelhantes, porém diferentes entre os tratamentos restantes, os quais apresentaram menores médias. O ciclo 18 resultou em um aumento de 43,8 % de comprimento específico em relação à testemunha.

Para a densidade de tecido de raiz (DTR), os ciclos 1, 3, 5 e a testemunha apresentaram mesmo grupo estatístico, com maiores médias em relação aos demais tratamentos. A maior densidade ocorreu na testemunha, com 0,132 g cm⁻³, e as menores densidades ocorreram nos ciclos 9 e 18, com um valor de 0,75 g cm⁻³.

Teoricamente, um maior comprimento específico reflete em maiores exploração e aquisição de água e de nutrientes no solo por unidade de carbono investido (BOUMA et al., 2001). Portanto, as raízes dos ciclos 9, 15, 17 e 18 do milho Saracura apresentam um menor gasto de construção linear (gramas de carbono/comprimento) por apresentarem maior comprimento específico (Tabela 2). Em ambiente desfavorável, é de suma importância o crescimento da raiz (para maior exploração do solo) sem gasto dispendioso (RYSER, 2006). Bell e Sultan (1999) observaram uma maior exploração do solo por *Polygonum persicaria* e *Polygonum cespitosum* devido ao aumento no comprimento específico sob condições de alagamento. Tais respostas, tanto no gênero *Polygonum* quanto no milho Saracura, contrariam a hipótese de alguns autores (EISSENSTAT, 1992), que relataram que um maior comprimento específico e maior comprimento de raízes finas seriam desvantajosos em ambientes alagados, pois aumentariam a área superficial radicular que, de acordo com Sorrell (1994), leva a uma maior perda de oxigênio das raízes para o solo. De fato, no milho Saracura, houve um aumento tanto do comprimento específico quanto da área superficial (de raízes muito finas, finas e total). Porém, Mckee (2001) e Bell e Sultan (1999) relataram que a presença de estruturas anatômicas envolvidas no aumento da concentração interna de oxigênio como aerênquimas invalida essa hipótese em relação à área superficial radicular. Ao longo dos 18 ciclos de seleção do milho Saracura,

Pereira et al. (2008) observaram um aumento significativo na área de aerênquima, em que o ciclo 1 apresentou apenas 10,8 % da área do ciclo 18. Ainda neste trabalho, comparando com a mesma testemunha (BR 107), o incremento de área foi ainda maior: a área de aerênquima do BR107 representou apenas 2 % da encontrada no ciclo 18. Portanto, os aerênquimas presentes em grandes quantidades nos últimos ciclos favorecem a aeração e, conseqüentemente, uma maior absorção de água e nutrientes nas raízes com características (comprimento total e/ou específico e área superficial) otimizadas. Além disso, é relatado que a presença de adaptações anatômicas como aerênquimas está associada com redução do custo metabólico de raízes em crescimento, além de diminuir a densidade de tecido radicular (LYNCH; HO, 2005).

Altas densidades de tecido de raiz apresentadas por BR 107 e pelos ciclos 1, 3 e 5 são exemplos de características de espécies inseridas em ambientes de estresse, que acabam diminuindo o comprimento específico (CRAINE et al., 2001). Raízes com grande quantidade de tecido morto, como esclerênquima, possuem altas densidades de tecido (WAHL; RYSER, 2000). A presença de raízes mais compridas e finas nem sempre leva a uma maior eficiência na absorção de águas e nutrientes, pois elas podem estar velhas e menos impermeáveis. Com isso, modificações anatômicas durante a maturidade de tecidos, por suberização, cutinização e formação de tecidos secundários determinarão o padrão de absorção pelas partes radiculares (HOPIKINS, 1995).

Pereira et al. (2008) observaram um aumento da espessura das células suberizadas (exoderme) presentes na região da hipoderme nos ciclos iniciais do milho Saracura. O ciclo 18 apresentou uma redução de 54,22 % da espessura exoderme em relação aos ciclos iniciais. O aumento da camada suberizada pode ter influenciado no aumento da densidade de tecido dos ciclos iniciais e, conseqüentemente, diminuído o comprimento específico. Já os últimos ciclos podem ter apresentado menor densidade de tecido em consequência do aumento de aerênquima e da diminuição de tecidos suberizados. Finalmente, o comprimento específico de raiz nos

ciclos de seleção do milho Saracura pode estar negativamente correlacionado com a espessura da exoderme, como observado em Citrus por Eissenstat et al. (2000). Os menores comprimentos de raiz nos primeiros ciclos mostram que houve maior investimento em tecido suberizado do que em comprimento e que essas raízes podem estar com os padrões de absorção e desenvolvimento diminuído por causa do aumento de tecidos suberizados e pela falta de ventilação através dos aerênquimas.

Conclusões

A seleção ao longo do tempo do milho Saracura foi eficiente para alguns caracteres morfológicos das raízes, como o comprimento total, a área superficial, o volume total, o comprimento de raízes finas, a área superficial de raízes muito finas e a área superficial de raízes finas, as quais favorecem a sua sobrevivência em ambientes encharcados.

Referências

ALBRECHTOVÁ, J.; KUBÍNOVÁ, L.; VOTRUBOVÁ, O.; ELIÁSOVÁ, K. Non-destructive stereological method for estimating the length of rigid root systems. **Biologia Plantarum**, Praga, v. 40, n. 2, p. 311-316, 1997.

AZEVEDO, W. R.; FAQUIN, V.; FURTINI NETO, A. C. Boro em rabanete cultivado em solos de várzea: produção de matéria seca, níveis críticos nos solos e na planta. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 24, n. 5, p. 7-14, dez. 2000.

BELL, D. L.; SULTAN, S. E. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: a comparative study. **American Journal of Botany**, Iowa, v. 86, n. 6, p. 807-819, 1999.

BHOM, W. **Methods of studying root systems**. New York: Springer-Verlag, 1979. 189 p.

BOUMA, T. J.; NIELSEN, K. L.; VAN HAL, J.; KOUTSTAAL, B. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 15, n.3, p. 360-369, 2001.

BOUMA, T. J.; NIELSON, K. L.; KOUTSTAAL, B. A. S. Sample preparation and scanning protocol for computerized analysis of root length and diameter. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 218, n.1/2, p. 185-196, 2000.

COLMER, T. D. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep-water rice (*Oryza sativa* L.). **Annals of Botany**, London, v. 91, p. 301-309, 2003.

COSTA, C.; DWYER, L. M.; ZHOU, X.; DUTILLEUL, P.; HAMEL, C.; REID, L. M.; SMITH, D. L. Root morphology of contrasting maize genotypes. **Agronomy Journal**, Madison, v. 94, n.1, p. 96-101, 2002.

CRAINE, J. M.; FROEHLE, J.; TILMAN, D. C.; WEDIN, D. A.; CHAPIN, F. S. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. **Oikos**, Copenhagen, v. 93, n. 2, p. 274-285, 2001.

CURI, N.; RESENDE, M.; SANTANA, D. P. Solos de várzea de Minas Gerais. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 13, n. 152, p.3-10, 1988.

DELL'AMICO, J.; TORRECILLAS, A.; RODRIGUES, P.; MORALES, D.; SANCHE-BLANCO, M. J. Differences in the effects of flooding the soil early and late in the photoperiod on the water relations of grown tomato plants. **Plant Science**, London, v. 160, n. 3, p. 481-487, 2001.

DREW, M. C.; JACKSON, M. B.; GIFFARD, S. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. **Planta**, New York, v. 147, n.1, p. 83-88, 1979.

EISSENSTAT, D. M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 15, n.6-7, 1992.

EISSENSTAT, D. M.; WELLS, C. E.; YANAI, R. D. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. **New Phytologist**, Oxford, v. 147, n. 1, p. 33-42, 2000.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília: Embrapa-SPI, 1999. 412 p.

FERREIRA, D. F. **Manual do sistema Sisvar para análises estatísticas**. Lavras: UFLA, 2000. 66 p.

FITTER, A. H. Characteristics and functions of root systems. In: WEISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. 3. ed. New York: Marcel Dekker, 2002. p. 15-32.

FUKAO, T.; BAILEY-SERRES, J. Plant responses to hypoxia- is survival a balancing act? **Trends in Plant Science**, London, v. 9, n. 9, p. 439-456, 2004.

HENSHAW, T. L.; GILBERT, R. A.; SCHOLBERG, J. M. S.; SINCLAIR, T. R. Soya bean (*Glycine max* L. Merr.) genotype response to early-season flooding: I. root and nodule development. **Journal Agronomy and Crop Science**, Lexington, v. 193, n. 3, p. 177-188, 2007.

HIMMELBAUER, M. L.; LOISKANDLL, W.; KASTANEK, F. Estimating length, average diameter and surface area of roots using two different image analyses system. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 206, n. 1/2, p. 111-120, 2004.

HOPIKINS, W. G. **Introduction to plant physiology**. New York: John Wiley, 1995. 464 p.

IMADA, S.; YAMANAKA, N.; TAMAI, S. Water table depth effects *Populus alba* fine root growth and whole plant biomass. **Functional Ecology**, London, v. 22, n. 6, p. 1018-1026, 2008.

JACKSON, M. B. Ethylene promoted elongation: an adaptation to submergence stress. **Annals of Botany**, London, v. 101, n. 2, p. 229-248, 2008.

LYNCH, J. P.; HO, M. D. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 269, n.1/2, p. 45-56, 2005.

MAGALHÃES, P. C.; FERRER, J. L. R.; ALVES, J. D.; VASCONSELLOS, C. A.; CANTÃO, F. R. O. Influência do cálcio na tolerância do milho 'Saracura' BRS- 4154 ao encharcamento do solo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 6, n. 1, p. 40-49, 2007.

MCKEE, K. L. Root proliferation in decaying roots and old root channels: a nutrient conservation mechanism in oligotrophic mangrove forests? **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, n.5, p. 876-887, 2001.

PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C. Evolução

da anatomia radicular do milho 'Saracura' em ciclos de seleção sucessivos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 12, p. 1649-1656, dez. 2008.

NEWMAN, E. I. A method of stimating the total lenght of root in a sample. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 3, n. 1, p. 139-145, 1966.

PARENTONI, S. N.; GAMA, E. E.; LOPES, M. A.; SANTOS, M.X.; GUIMARÃES P. E. O.; PACHECO, C. A.; SOUZA, I. R. O.; MEIRELES, W.; CORREA, L. A. Seleção pata tolerância ao encharcamento na variedade de milho CMS54-Saracura. In: REUNION LATINOAMERICANA, 4.; REUNION DELAZONAANDINA DE INVESTIGADORES EM MAIZE, 17., 1997, Cerete y Cartagena de Ludias, Colômbia. **Memória...** Cerete y Cartagena de Ludias, Colômbia: CORPOICA: CIMMYT, 1997. p. 368-373.

RYSER, P. The mysterious root length. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 286, n. 1/2, p. 1-6, 2006.

SAIRAM, R. K.; KUMUTHA, D.; EZHILMATHI, K.; DESHMUKH, P. S.; SRIVASTAVA, G. C. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. **Biologia Plantarum**, Prague, v. 52, n. 3, p. 401-412, 2008.

SILVA, S. D. dos A.; SERENO, M. J. C. de M.; SILVA, C. F. L.; BARBOSA NETO, J. F. Capacidade combinatória de genótipos de milho para a tolerância ao encharcamento do solo. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 2, p. 391-396, 2006.

SILVA, S. D. A.; SERENO, M. J. C. C. M.; SILVA, C. F. L.; OLIVEIRA, A. C.; BARBOSANETO, J. F. Inheritance of tolerance to flooded soils in maize. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 7, n. 2, p. 165-172, 2007a.

SILVA, A. C.; ROSADO, S. C. S.; CALEGARIO, N.; RODRIGUES, E. A. C.; OLIVEIRA, A. N.; VIEIRA, C. T. Variações genéticas na qualidade do sistema radicular de mudas de candeia (*Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish). **Revista Árvore**, Viçosa, v. 31, n. 4, p. 609-617, 2007b.

SORRELL, B. K. Airspace structure and mathematical modeling of oxygen diffusion, aeration and anoxia in *Eleocharis aphacelata* R. Br. roots. **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, Melbourne, v. 45, n. 8, p.1529-1541, 1994.

TENNANT, D. A test of a modified line intersect method of estimating root length. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 63, n. 3, p. 995-1001, 1975.

TOURNAIRE-ROUX, C.; SUFKA, M.; JAVOT, H.; GOUT, E.; GERBEAU, P.; LUU, D. T.; BLIGNY, R.; MAUREL, C. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxia stress through gating of aquaporins. **Nature**, London, v. 425, p. 393-397, 2003.

VASELLATI, V.; OESTERHELDS, M.; MEDAN, D.; LORETI, J. Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. **Annals of Botany**, London, v. 88, n. 3, p. 355-360, 2001.

VISSER, E. J. W.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*, morphology and development in an ecological perspective. **Acta Botanica Neerlandica**, Amsterdam, v. 45, n. 1, p. 17-28, 1996.

VODNIK, D.; STRAJNAR, P.; JEMC, S.; MACEK, I. Respiratory potential of maize (*Zea mays* L.) roots exposed to hypoxia. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, v. 65, n. 1, p. 107-110, 2009.

ZAIDI, P. H.; RAFIQUE, S.; SINGH, N. N. Response of maize (*Zea mays* L.) genotypes to excess soil moisture stress: morpho-physiological effects and basis of tolerance. **European Journal Agronomy**, Amsterdam, v. 19, n. 3, p. 383-399, 2003.

ZAIDI, P. H.; RAFIQUE, S.; SINGH, N. N.; SRINIVASAN, G. Tolerance to excess moisture in maize (*Zea mays* L.): susceptible crop stages and identification of tolerant genotypes. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.

90, n. 2/3, p.189-202, 2004.

WAHL, S.; RYSER, P.; EDWARDS, P. J Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. **New Phytologist**, Cambridge, v. 148, n. 3, p. 459-471, 2000.